Institut royal des Sciences naturelles de Belgique

BULLETIN

Tome XXVIII, n° 21.
Bruxelles, mars 1952.

Koninklijk Belgisch Instituut voor Natuurwetenschappen

MEDEDELINGEN

Deel XXVIII, nr 21.
Brussel, Maart 1952.

LES BEHNINGIA LESTAGE 1929, ET LEUR POSITION DANS LA CLASSIFICATION DES ÉPHÉMÈRES,

par Georges DEMOULIN (Bruxelles).

UNE LARVE DIFFICILE A CLASSER.

En 1924, G. ULMER décrivit de la Volga une larve d'Ephémère étrange par ses proéminences céphaliques et thoraciques, ses énormes fémurs, sa pilosité exceptionnelle, et surtout par la position ventrale de ses sept paires de trachéobranchies. Les pièces buccales faisaient penser à un Siphlonuride, la nervation marquée dans les ptérothèques à un Oligoneuriide, les genitalia à un Polymitarcide (= Ephoronide).

Cette larve embarrassante resta sans nom jusqu'en 1929 : J. A. LESTAGE mit alors en valeur son intérêt théorique et la baptisa *Behningia ulmeri* n. gen. n. sp.

En 1937, C. MOTAS et M. BACESCO décrivirent une seconde espèce du même genre d'après une larve provenant du Dniester : ils l'étiquetèrent *B. lestagei* n. sp., et créèrent à la même occasion la famille des *Behningiidæ*.

Cette dernière fut adoptée l'année suivante par O. A. TSHERNOVA (1938), qui fit connaître l'adulte, passablement original aussi, des *Behningia* (1).

Selon O. A. TSHERNOVA, les *Behningiidæ* sont proches surtout des *Palingeniidæ*. J. A. LESTAGE (1938), suggestionné semble-t-il

(1) L'auteur rapporte dubitativement cet adulte à *B. ulmeri* LESTAGE.

par certaines remarques du mémoire de G. ULMER, les a trouvés au contraire semblables aux *Oligoneuriidæ,* et ceci même à tel point qu'une famille spéciale pour eux ne se justifierait pas.

Un des arguments sur lesquels le savant éphéméroptériste a basé son opinion est tiré de la nervulation : les *Behningia* possèdent une MP non courbée à la base de l'aile antérieure. Ce caractère, comme J. A. LESTAGE lui-même le savait, n'était nullement décisif : il est à revoir.

Mais toute la nervulation des *Behningiidæ* et des *Oligoneuriidæ* l'est aussi — et même davantage — ainsi que je vais le montrer en cette note (2).

Auparavant, voyons d'après quels caractères d'ordres divers *Oligoneuriidæ* et *Palingeniidæ* ont été distingués par les différents auteurs.

Oligoneuriidæ ET *Palingeniidæ*.

F. J. PICTET (1943-45), créant le genre *Oligoneuria,* le plaça, avec le genre *Cænis* STEPHENS, à la fin d'une série linéaire débutant avec *Ephemera* LINNÉ et *Palingenia* BURMEISTER. On sait qu'il distinguait les genres d'Ephémères d'après l'abondance relative des nervures transverses des ailes, la forme des yeux composés des mâles et le nombre des cerques.

En 1868, considérant les « têtes, forceps, et autres organes, ainsi que la durée du stade imaginal », A. E. EATON déplaça les *Oligoneuria* pour les rapprocher des *Palingenia.*

Il l'aurait fait même si une erreur échappée à N. JOLY (1872) ne lui avait pas fait croire à l'existence dans la nature d'une Ephémère (*Jolia*) Siphlonuride à l'état larvaire, et Ephoronide à l'état adulte (3).

Pourtant, lorsqu'il eut montré que la larve de « *Jolia* » est en réalité celle du Siphlonuride *Isonychia* EATON, J. G. NEEDHAM (1905) transféra tout naturellement *Oligoneuria* PICTET à la famille des *Siphlonuridæ.*

Depuis lors, divers auteurs, adoptant les vues de J. G. NEEDHAM, utilisèrent, pour séparer les *Palingeniidæ* et les *Oligoneuriidæ,* des caractères comme la présence ou non de défenses mandibulaires chez la larve, le tracé courbe ou rectiligne de la MP à l'aile antérieure des adultes.

(2) Je remercie sincèrement M. le Prof. F. CARPENTIER (Liège) qui m'a aidé de ses conseils pour la mise au point de cette note.

(3) L'erreur de N. JOLY n'a donc pas eu sur A. E. EATON autant d'influence que le supposait J. G. NEEDHAM.

On sait cependant (4) que ces critères ne sont pas d'application générale : les défenses mandibulaires ne sont pas développées chez toutes les larves d'*Ephemeroidea;* les *Neoephemeridæ* en manquent. Certains représentants de ce même groupe ne montrent pas non plus, ainsi que je le rappelais plus haut, la courbure de la MP (certaines *Anagenesia,* par exemple), et d'autre part cette courbure se retrouve chez certaines *Leptophlebiidæ* du groupe des *Bætoidea* (ou *Siphlonuroidea*).

Ces caractères sont donc équivoques. Je vais en présenter de nouveaux, que j'ai rencontrés en étudiant l'aile des *Oligoneuriidæ.*

L'aile des *Oligoneuriidæ.*

On admet depuis A. E. Eaton que l'aile des *Oligoneuriidæ* présente une nette réduction du nombre des nervures longitudinales. Abstraction faite des costale et sous-costale, il semble que 3, 4 ou 5 nervures seulement atteignent la marge externe de l'aile.

Examinant il y a quelque temps les figures d'ailes d'*Oligoneuriella rhenana* Imhoff de la « Monographical Revision » de A. E. Eaton (1883, pl. III), je me suis demandé si la vérité ne serait pas autre. Voici en effet ce que m'apprit l'étude directe de préparations d'ailes.

Soit l'aile antérieure que représente, de dessus, ma figure 1. Coïncidant avec son bord antérieur, nous voyons d'abord une nervure haute, atteignant l'apex de l'aile : c'est la costale (C). Parallèlement à elle, et cachée dans un repli de la membrane (voir fig. 1 b), se trouve une nervure basse, la sous-costale (SC). Une série de nervures transverses la relient à la précédente. Vient ensuite une nervure haute se superposant à la sous-costale sauf distalement. Environ au dixième de sa longueur à partir de la base, s'en détache et s'en écarte progressivement une autre branche qui est basse. Une douzaine de nervures transverses flexueuses, dont deux sont anastomosées dans l'aile figurée, la relient à la nervure haute. Celle-ci est la radiale (R^1), tandis que la nervure basse est une des branches de son secteur (R^{3b}). Parallèlement à R^{3b} à laquelle elle est très étroitement reliée par une douzaine de nervures transverses, court une autre nervure longitudinale, haute celle-ci, et libre dès sa base : c'est l'intercalaire IR^{3b}, qui recouvre légèrement l'extrémité de R^{3b}. Une troisième nervure, basse, naît de la

(4) Voir J. A. Lestage, 1930.

base de la radiale, et s'écarte régulièrement de IR^{3b}, à laquelle elle est reliée par une demi-douzaine de longues nervures transverses plus ou moins flexueuses. Je la considère comme la dernière branche du secteur radial (R^{4+5}). Elle se trouve entièrement cachée dans un repli de la membrane alaire, sous une nervure haute issue, elle aussi, de la base de l'aile, et à laquelle elle est reliée par une dizaine de très courtes nervules. J'homologue cette nervure haute à la première branche de la médiane antérieure (MA^1). Dès sa base, elle donne naissance à une autre nervure, également haute, et s'en écartant notablement. Je considère cette nervure, qui occupe le sommet d'un repli de la membrane alaire, comme la deuxième branche de la médiane antérieure (MA^2). Au fond du repli se cache une nervure basse, visible de haut seulement à sa base et à son extrémité distale ; c'est la première branche de la médiane

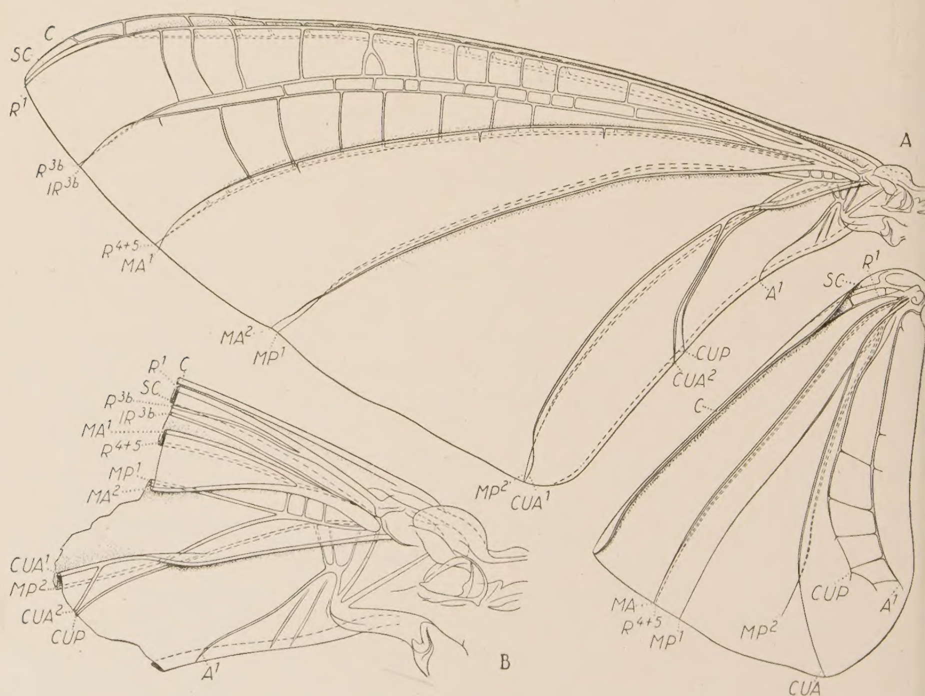


Fig. 1. — *Oligoneuriella rhenana* Imhoff, ♀.

A. — Ailes gauches (× 7,2) (original).

B. — Base de l'aile antérieure gauche (× 14,4) (original).

postérieure (MP^1). Elle naît de la subdivision d'un court tronc relié à MA^2 par trois petites nervures transverses, et dont se détache une seconde branche basse se dirigeant vers l'angle postérieur de l'aile : il s'agit de MP^2. Vient ensuite une nervure haute (CUA^1), issue de la base contre l'extrémité de MA, et dont l'allure se comprendra mieux lorsque j'aurai parlé de la nervure qui la suit. Celle-ci, basse, débute sous la précédente, et, s'incurvant fortement, se termine à mi-longueur du bord interne de l'aile : c'est la cubitale postérieure (CUP). La nervure haute qui la précède est, dès son origine, reportée vers l'arrière de l'aile au sommet d'un repli de la membrane abritant également la base de la cubitale postérieure. Au cinquième environ de sa longueur, CUA^1 se redresse vers l'avant et, laissant à découvert le restant de CUP, croise MP^2 puis court parallèlement à elle, la cachant dans un repli membraneux sur le reste de son parcours, sauf à son extrémité distale. En outre, peu après son redressement vers l'avant, elle donne naissance à une nervure haute s'étendant parallèlement à la moitié distale de CUP, et que je crois pouvoir considérer comme une deuxième branche de la cubitale antérieure (CUA^2). Enfin, on peut reconnaître certaines traces des nervures anales : A^1 est la plus complète et la mieux marquée ; elle joint le bord postérieur de l'aile à mi-distance entre la base et l'extrémité de CUP. Le bord postérieur de l'aile est étroitement reployé sur la face inférieure, constituant un système d'accrochage avec l'aile postérieure.

Cette dernière comporte une nervure costale (C), plus ou moins rabattue sur la sous-costale (SC). Celle-ci est munie d'un éperon basilaire recourbé. Ensuite vient, de la base, une nervure haute : la radiale (R^1) que deux nervures transverses relient à la SC avant que finalement elle se confonde avec elle. Des deux nervures suivantes, la première, basse (R^{4+5}), est cachée sous la deuxième, haute (MA). Celle-ci donne naissance, toujours dès sa base, à un tronc très bref bifurquant en une branche antérieure basse (MP^1), presqu'entièrement libre et parallèle à MA, et une branche postérieure, également basse (MP^2), qui se dirige vers la marge bien plus en arrière, mais sans l'atteindre. L'origine de MP^1 et la presque totalité de MP^2 sont cachées dans un repli membraneux qui porte à son sommet une nervure haute assez régulièrement incurvée et se terminant à l'angle postérieur de l'aile : c'est la cubitale antérieure (CUA). Le champ postérieur de l'aile est parcouru par deux nervures

courbes, réunies entre elles par 4-5 nervures transverses peu nettes. Ce sont la cubitale postérieure, basse (CUP), et la première anale, haute (A^1). Il n'y a pas trace d'autres nervures anales.

Telles sont les ailes d'*Oligoneuriella rhenana* IMHOFF. Je les ai trouvées semblables dans les deux sexes, sauf que la réduction du système des nervures transverses est peut-être un peu plus marquée chez le mâle.

Il résulte de ces observations que la nervulation d'*Oligoneuriella* est bien moins réduite qu'on ne l'a généralement pensé. L'atrophie se limite en fait à l'archédictyon, et aux nervures intercalaires qui en proviennent. Il en résulterait néanmoins un affaiblissement de l'aile, si les nervures longitudinales toutes persistantes ne s'étaient rapprochées deux à deux pour former une sorte d'éventail répondant d'une autre façon aux nécessités mécaniques du vol (5).

J'avais terminé mon étude de l'aile de *Oligoneuriella rhenana* IMHOFF, quand je pus prendre connaissance des intéressants travaux de K. BARNARD (1932), R. S. CRASS (1947) et M. GRANDI (1947). Ces auteurs ont reconnu la véritable nature des nervures longitudinales des *Oligoneuriidæ*. Ils ne s'accordent cependant pas entre eux sur tous les points, ni toujours non plus avec les interprétations auxquelles j'étais moi-même arrivé. C'est ainsi que les nervures notées par K. BARNARD CU^1 et ICU chez *Elassoneuria* correspondent en réalité à celles que R. S. CRASS détermina comme M^{3+4} et CU^1 chez *Oligoneuriopsis*. Je n'admets pas non plus la façon dont ces deux auteurs comprennent A^1. En vérifiant avec soin le niveau des nervures ainsi déterminées, on reconnaîtrait certainement qu'elles correspondent respectivement à mes MP^2, CUA^1 et CUP. Je doute que les IMR et IMA d'*Oligoneuriopsis* indiquées par R. S. CRASS soient de vraies nervures, l'existence d'une seule intercalaire dans le champ médian antérieur étant générale chez les Ephémères. Comment persisterait R^2 chez *Elassoneuria* tandis qu'elle manquerait chez *Oligoneuriopsis*, et cela alors que R^3, en disparition chez la première espèce, est bien développée et comprend trois branches R^{3a}, IR^{3a} et R^{3b}, chez la seconde ? Je ne

(5) Quant à l'efficacité de cette adaptation, je citerai par exemple les observations de J. G. NEEDHAM (1932) sur un Oligoneuridien de Colombie : *Alloydia cacautana* NEEDHAM. Le vol de cette espèce peu au-dessus du niveau de l'eau des rivières andines paraît n'être guère moins rapide que celui des plus vigoureux Odonates.

crois pas que de telles divergences dans le mode de rapprochement et de réduction des nervures puisse s'accorder avec ce que je viens d'exposer quant à la spécialisation si accentuée et si originale de l'aile des *Oligoneuriidæ*. On trouvera ici (fig. 2) une nouvelle interprétation de l'aile d'*Elassoneuria trimeniana* Mc LACHLAN. On notera la persistance, à l'aile antérieure, de la nervure intercalaire IMP ; ce caractère se retrouve dans le genre *Lachlania* HAGEN.

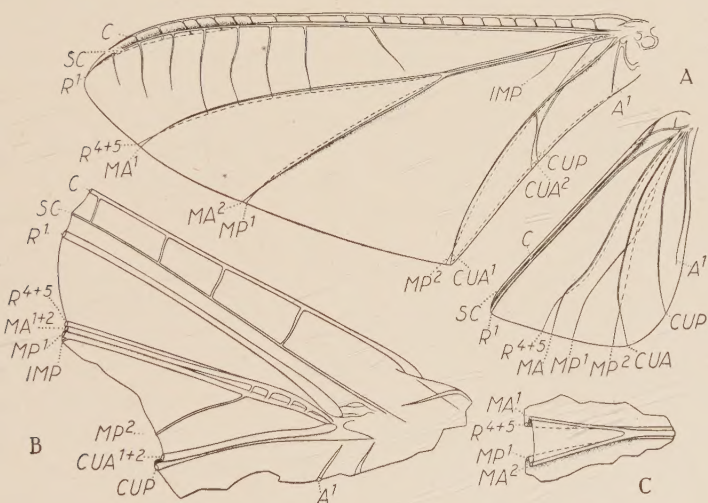


Fig. 2. — *Elassoneuria trimeniana* Mc LACHLAN, ♂.

A. — Ailes gauches (× 8) (original).

B. — Fragment de la base de l'aile antérieure gauche (× 16) (original).

C. — Détail des nervures médianes de l'aile antérieure, au niveau de la bifurcation de MA (× 16) (original).

L'étude de M. GRANDI (loc. cit.) est particulièrement intéressante : conduite d'une façon minutieuse, elle propose, avant la mienne, une interprétation de l'aile d'*Oligoneuriella rhenana* IMHOFF. Il ne paraîtra sans doute pas sans intérêt de noter que, dans l'ensemble, nos observations concordent. Je dois seulement relever certaines différences dans le comportement des nervures radiales de l'aile antérieure à leur origine, et la non-observation, par M. GRANDI, de la véritable R^1 de l'aile

postérieure. C'est à cela sans doute qu'il faut attribuer nos divergences de vue lorsqu'il s'est agi d'homologuer les nervures.

Les figures données par les auteurs dont je viens de parler représentent toutes des ailes artificiellement déplissées, de façon à mieux mettre en évidence la véritable nature des nervures longitudinales. Notons qu'à côté d'avantages indiscutables, ce mode de figuration présente l'inconvénient de cacher des détails structuraux qui me paraissent être d'une certaine valeur : dans la portion basilaire de l'aile, le trajet des nervures longitudinales est tourmenté au point que nervures convexes et nervures concaves s'entrecroisent et s'épaulent mutuellement, ce qui accroît certainement dans une importante proportion la résistance mécanique de l'organe. Un exemple particulièrement démonstratif nous est fourni par *Oligoneuriella rhenana* IMHOFF, dont l'aile antérieure (fig. 1 b) offre une CUP qui, à sa base, recroise et soutient successivement MA, MP et CUA.

Pour apprécier la portée de l'explication que j'ai proposée de l'aile des *Oligoneuriidæ,* il est nécessaire évidemment d'établir une comparaison entre elle et celles des autres familles d'Ephémères qui en ont été rapprochées. De prime abord, maintenant que l'on sait que des nervures longitudinales que l'on imaginait disparues se sont simplement fort rapprochées des autres, c'est aux *Palingeniidæ* que l'on songe.

NERVULATION DES *Palingeniidæ.*

Chez une forme de *Palingeniidæ* que ses ailes peu spécialisées, ses pattes peu réduites et ses gonopodes multisegmentés peuvent faire considérer comme primitive, telle que *Palingenia orientalis* CHOPRA, l'aile antérieure (fig. 3) présente, outre le repli de SC sous R^1, signalé jadis par A. E. EATON (6), les caractères suivants : la marge est assez régulièrement arrondie et le tornus peu apparent ; les nervures transverses sont nombreuses, de même que les marginales, qui prennent l'aspect d'intercalaires assez longues ; les nervures longitudinales principales sont au complet, y compris celles du champ radial, et la CUA est bifide. On observe, bien moins sans doute que chez

(6) Pour l'ensemble des *Palingeniidæ.* La figure de F. H. GRAVELY (1920) ici reprise montre une aile à bord antérieur déplissé de manière à montrer les rapports de SC avec les nervures voisines.

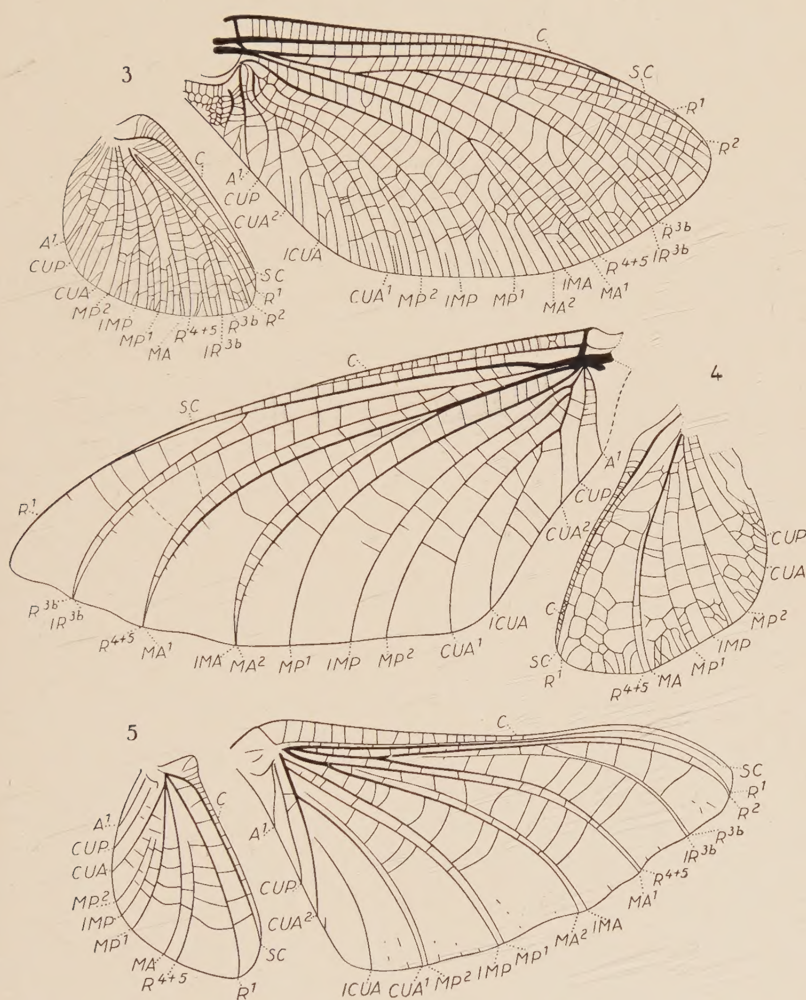


Fig. 3. — *Palingenia orientalis* CHOPRA, ailes droites (env. × 4) (d'après F. H. GRAVELY, 1920, et B. CHOPRA, 1927. — Homologation des nervures originale).

Fig. 4. — *Anagenesia lontona* HAFIZ, ♀, ailes gauches (env. × 4) (d'après H. A. HAFIZ, 1937. — Homologation des nervures originale).

Fig. 5. — *Behningia* sp. (*ulmeri* LESTAGE ?), ♂, ailes droites (env. × 4) (d'après O. A. TSHERNOVA, 1938. — Homologation des nervures originale).

les *Oligoneuriidæ,* mais nettement quand même, un rapprochement des nervures R^2 et IR^2, R^{3a} et IR^{3a}, R^{3b} et IR^{3b}, R^{4+5} et MA^1, IMA et MA^2 ; la tige de la MA ne bifurque qu'au delà du milieu de l'aile, et MP^2 naît de MP^1.

A l'aile postérieure, on retrouve la même abondance de nervures transverses et de veinules marginales ; les nervures longitudinales manifestent la même gémination que celles de l'aile antérieure, et MA est simple.

Ce type structural, bien reconnaissable encore chez *Palingenia longicauda* Olivier, varie fortement si l'on parcourt la série des Palingéniides pour atteindre un maximum de spécialisation chez les formes telles que *Anagenesia lontona* Hafiz (fig. 4). On constate une gémination plus nette des nervures radiales et médianes, une raréfaction des nervures transverses, la disparition des veinules marginales ainsi que des longitudinales R^2 à IR^{3a}, le raccourcissement de la tige de la MA, et la tendance au rapprochement de IMP et MP^2, dont l'origine est reportée sur CUA. En outre, le tornus est beaucoup mieux marqué, et la marge externe s'excave légèrement entre les points d'aboutissement des nervures longitudinales. Une variante nous est présentée par une forme telle que *Mortogenesia* Lestage (7), dont l'aile antérieure possède une CUA^2 issue de ICUA, et une IMP plus proche de MP^1 que de MP^2. A l'aile postérieure, on notera aussi et surtout la réduction du nombre des radiales, la gémination de R^{4+5} avec MA^1, et celle, plus ou moins nette, de MP^1 avec IMP et de MP^2 avec CUA. Un dispositif d'accrochage des ailes semblable à celui des *Oligoneuriidæ* doit exister, mais aucun auteur n'en a fait mention. J'en ai constaté pour ma part la présence chez diverses *Anagenesia* et chez *Tritogenesia bibisica* Lestage.

Ce que nous pouvons imaginer ainsi de l'évolution alaire des *Palingeniidæ* nous permet de nous représenter aussi comment a pu s'effectuer celle des *Oligoneuriidæ.* La seule différence à relever entre les deux familles — à part une spécialisation plus poussée dans la seconde — tient au mode de gémination des nervures longitudinales du champ médio-cubital de l'aile antérieure. Chez les *Palingeniidæ,* IMA est rapprochée de MA^2 ; IMP, mais beaucoup moins, de MP^1 ou de MP^2 suivant le genre considéré. Chez les *Oligoneuriidæ,* IMA, et souvent IMP, manquent ; sont géminées : MA^2 avec MP^1, MP^2 avec CUA^1, CUA^2 avec CUP. D'autre part, IMP manque à l'aile postérieure.

(7) Cfr. Morton, K. J., 1921, pl. II, fig. 1 (*Palingenia mesopotamica*).

Je reviendrai plus loin sur la signification de ces différences au point de vue des relations qui peuvent exister entre les deux familles ; dès à présent, elles vont nous aider à comprendre la nervulation de *Behningia*.

INTERPRÉTATION DE LA NERVULATION DES *Behningia* LESTAGE.

O. A. TSHERNOVA (loc. cit.) a donné de l'aile de *Behningia* une description dont J. A. LESTAGE a remanié certains termes. Je vais en donner encore une autre interprétation, cadrant avec ce que m'ont appris les Oligoneuriides.

L'aile antérieure de *Behningia* (fig. 5) apparaît immédiatement caractérisée par la gémination de la presque totalité des nervures longitudinales : R^{3b} avec IR^{3b}, R^{4+5} avec MA^1, IMA avec MA^2, MP^1 avec IMP, MP^2 avec CUA^1, et CUA^2 avec CUP. Les radiales R^{3a} et IR^{3a} manquent, et ICUA, parallèle à CUA^1, en est largement séparée. Les nervures transverses sont disposées comme chez les *Anagenesia*, et manquent dans la partie distale de l'aile, de même que les veinules marginales. La marge externe est légèrement excavée entre chaque paire de nervures, et le tornus est très nettement marqué.

L'aile postérieure ressemble également beaucoup à celle de *Anagenesia* : R^{4+5} est géminée avec MA qui est restée simple, et IMP l'est avec MP^1 ; j'ignore s'il existe un dispositif d'accrochage des ailes.

En comparant ces données avec celles exposées plus haut, on constate que, tout comme les *Oligoneuriidæ, Behningia* montre, ICUA mise à part, une gémination de toutes les nervures longitudinales. Il ne faudrait cependant y voir une preuve de parenté, car j'ai déjà cité aussi l'étroite ressemblance de l'aile postérieure de *Behningia* avec celle des *Anagenesia*. Et l'aile antérieure des *Behningia*, où persistent IMA et IMP, où MA^2 est géminée avec IMA et MP^1 avec IMP, est indiscutablement de type palingénidien.

Tout en rapprochant *Behningia* des *Palingeniidæ*, je suis peu porté à l'intégrer dans cette famille même. Les larves des *Palingeniidæ* sont trop différentes. Elles possèdent des défenses mandibulaires, et des trachéobranchies dorsales, au nombre de sept paires, sur les segments abdominaux 1 à 7 ; ces caractères sont communs à toutes les larves connues de la famille. Les larves de *Behningia* sont dépourvues de défenses et possèdent sept paires de trachéobranchies ventrales. Ces

différences sont importantes; elles sont de même ordre que celles en raison desquelles ont été créées la famille de *Neocphemeridæ* à ailes de Potamanthide et larve de Tricorythide, et celle des *Metretopodidæ* à ailes d'Ecdyonuride et larve de Siphlonuride. Je crois donc logique de maintenir la famille des *Behningiidæ*.

Remarques phylogéniques et zoogéographiques.

Dans la note que H. T. Spieth (1943) a consacrée à des Ephémères néotropicales, il est question d'une larve oligoneuroïde de la Guyane hollandaise (*Oligoneuria* sp.). L'imago est inconnu, mais l'auteur suppose que sa découverte éventuelle pourrait livrer un nouvel argument en faveur du rapprochement entre *Oligoneuriidæ* et *Palingeniidæ* proposé par A. E. Eaton (1883-88).

Qu'aurait-il pensé des *Behningia* s'il avait eu l'occasion de s'en occuper? Les ailes de ces Ephémères, caractérisées par leur nervulation géminée, sont — nous l'avons vu — fondamentalement de même type que celles des Palingéniides et des Oligoneuriides. Elles doivent représenter un patrimoine commun. Et d'autres caractères communs viennent s'ajouter à ceux des ailes, par exemple l'atrophie des pattes et la mue imaginale incomplète, venant corroborer l'hypothèse d'une origine commune des trois familles.

Une parenté plus étroite doit relier cependant aux *Palingeniidæ* les *Behningiidæ*. Ces derniers, à l'état adulte, avec leurs nervures toutes géminées, leurs tibio-tarses simplifiés, leurs longs gonopodes inarticulés et leur pénis très allongé, pourraient être pris pour des Palingéniides particulièrement évolués; seule, leur larve possède des particularités d'organisation vraiment originales.

Et les *Oligoneuriidæ* ? Leurs ailes, dont les nervures longitudinales sont également toutes géminées, n'indiquent-elles pas un autre cas de spécialisation très poussée des Palingéniides ? Si la façon dont j'ai essayé de retracer l'évolution de la nervulation médio-cubitale de l'aile antérieure répond aux faits, une telle origine n'est guère probable. Il semble plutôt que les *Oligoneuriidæ* ont dû se constituer de façon précoce à partir d'une souche commune aux deux autres phylums.

Si l'on tient compte maintenant de la distribution géographique des descendants actuels de cette souche, on trouvera assez vraisemblablement que le point de départ de leur évolu-

tion ait été l'Asie Mineure. De là, les *Palingeniidæ* peuvent avoir gagné, en se diversifiant, les uns la région orientale, d'autres Madagascar; d'autres encore, représentés par les espèces du genre primitif *Palingenia* BURMEISTER, se sont répandus en Europe Sud-orientale et Centrale.

Une deuxième lignée principale, actuellement représentée par *Behningia*, s'est dispersée sur toute la région paléarctique, depuis l'Europe Orientale jusqu'à l'est de la Sibérie, et, pour autant que nous sachions, sans avoir été plus loin.

La troisième lignée principale, celle des *Oligoneuriidæ*, comportant actuellement les formes les plus évoluées du complexe systématique qui nous intéresse, doit avoir essaimé à partir de l'Afrique jusque sur la partie septentrionale de la région néotropicale et, à travers l'Europe Sud-occidentale, sur l'Amérique du Nord.

On peut caractériser les trois familles d'Ephémères dont il est ici question de la façon suivante :

A. — Aile antérieure manifestant une gémination de certaines nervures longitudinales; quand MP^1 est dans ce cas, elle est rapprochée de IMP et non de MA^2. Aile postérieure à nervure intercalaire IMP présente.

Larve à trachéobranchies abdominales représentées en majorité par des lanières bifides.

B. — Aile antérieure à nervures MP^2 et CUA^1 plus ou moins rapprochées, mais non au point d'être vraiment géminées.

Larve à mandibule pourvue d'une défense, et à sept paires de trachéobranchies dorsales.

PALINGENIIDÆ.

Géonémie : Europe Sud-orientale, Asie Mineure, Perse, Indes, Iles de la Sonde, Nouvelle-Guinée, Chine, Mandchourie, Sibérie Centrale et Orientale; Madagascar.

BB. — Aile antérieure à nervures MP^2 et CUA^1 géminées, de même que IMP et MP^1.

Larve à mandibule dépourvue de défense, et à sept paires de trachéobranchies ventrales.

BEHNINGIIDÆ.

Géonémie : Europe Sud-orientale, Sibérie Orientale.

AA. — Aile antérieure à nervures longitudinales unies toutes deux à deux ; MP^1 est géminée avec MA^2 ; les intercalaires IR^{3a}, IMA et ICUA manquent. Aile postérieure dépourvue de IMP.

Larve à mandibule dépourvue de défense. Sept paires de trachéobranchies constituées d'une lamelle protectrice recouvrant un faisceau de fibrilles, la première paire ventrale, les autres dorsales.

OLIGONEURIIDÆ.

Géonémie : Afrique, Madagascar ; Europe Méridionale, Centrale et Occidentale ; nord de l'Amérique du Sud, Amérique Centrale, Amérique du Nord.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE.

BARNARD, K. H., 1932, *South african May-flies (Ephemeroptera).* (Trans. R. Soc. S. Afr., XX, p. 201.)

CRASS, R. S., 1947, *The May-Flies (Ephemeroptera) of Natal and the Eastern Cape.* (Ann. Natal Mus., XI, p. 37.)

EATON, A. E., 1868, *On some points in the anatomy of the immature Cænis macrura of Stephens.* (Trans. Ent. Soc. London, 1868, p. 279.)

— , 1883-88, *A Revisional Monograph of Recent Ephemeridæ or Mayflies.* (Trans. Linn. Soc. London, [2], Zool., III.)

GRANDI, M., 1947, *Contributi allo studio degli « Efemeroidei » italiani. IX. Oligoneuriella rhenana IMH.* (Boll. Ist. Ent. R. Univ. Bologna, XVI, p. 176.)

GRAVELY, F. H., 1921, *Notes on some Asiatic species of Palingenia (Order Ephemeroptera).* (Rec. Indian Mus., XVIII, p. 137.)

JOLY, E., 1872, *Contributions pour servir à l'Histoire naturelle des Ephémérines. II-III.* (Mém. Soc. Cherbourg, XVI, p. 67.)

LESTAGE, J. A., 1929, *Contribution à l'étude des Larves des Ephéméroptères. V. Les larves à trachéo-branchies ventrales.* (Bull. Ann. Soc. Ent. Belg., LXIX, p. 433.)

— , 1930-31, *Contribution à l'étude des Larves des Ephéméroptères. VII. Le groupe Potamanthidien.* (Mém. Soc. Ent. Belg., XXIII, p. 73.)

— , 1938, *Contribution à l'étude des Ephéméroptères. XIX. L'inclusion des Behningeniidæ parmi les Oligoneuriidæ.* (Bull. Ann. Soc. Ent. Belg., LXXVIII, p. 315.)

MORTON, K. J., 1921, *A New Species of Mayfly, Palingenia (sensu lato), from Mesopotamia.* (Entomologist, LIV, p. 177.)

MOTAS, C. & BACESCO, M., 1937, *La découverte en Roumanie d'une nymphe d'Ephémère appartenant au genre Behningia. J. A. Lestage, 1929.* (Ann. Scient. Univ. Jassy, [2], XXIV, p. 25.)

— , 1940, *Notes complémentaires sur la nymphe de Behningia lestagei Motas, 1937, trouvée en Roumanie.* (Ann. Scient. Univ. Jassy, [2], XXVI, p. 1.)

NEEDHAM, J. G., 1905, *Mayflies and Midges of N. York. Ephemeridæ.* (N. Y. State Mus., Bull. LXXXVI, Entom., 23, p. 17.)

— , 1932, *Three new american Mayflies (Ephemerop.)* (Canad. Entom., LXIV, p. 273.)

PICTET, F. J., 1843-45, *Histoire Naturelle des Insectes Névroptères. II. Famille des Ephémérines.* (Genève.)

SPIETH, H. T., 1943, *Taxonomic studies on the Ephemeroptera. III. Some interesting Ephemerids from Surinam and other neotropical localities.* (Amer. Mus. Novitates, 1244.)

TSHERNOVA, O. A., 1938, *Sur une nouvelle famille d'Ephemeroptera.* (Bull. Acad. Sci. URSS, Classe Sci. math. & nat., 1938, p. 129.)

ULMER, G., 1924, *Eine merkwürdige Ephemeriden-Nymphe aus der Wolga.* (Arb. Biol. Wolga-Station, VII, p. 3.)

INSTITUT ROYAL DES SCIENCES NATURELLES DE BELGIQUE
ET UNIVERSITÉ DE LIÈGE, MORPHOLOGIE ET SYSTÉMATIQUE DES INVERTÉBRÉS.

AD. GOEMAERE, Imprimeur du Roi, 21, rue de la Limite, Bruxelles